Zur Lehre von der Continuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe.

Von Dr. **Eduard Tangl,**
Professor an der Universität Czernowitz.

(Vorgelegt in der Sitzung am 13. Juni 1884.)

Neuere histologische Untersuchungen haben den Grund gelegt für die Auffassung, dass die Protoplasmakörper pflanzlicher Gewebezellen mittelst mehr oder minder feiner, die Schliesshäute einfacher Tüpfel oder selbst die verdickten Membranstellen durchsetzender Fadensysteme untereinander zusammenhängen. Der in den Lehrbüchern bis in die neueste Zeit in der mannigfachsten Weise variirte Schulsatz, dass das Leben höherer Pflanzen die Gesammtsumme des Lebens der sie zusammensetzenden Einzelzellen darstelle, kann daher gegenwärtig nicht mehr im hergebrachten Sinne und Wortlaut gelten, wenn unter der Bezeichnung Zellen allseitig geschlossene, nur auf osmotischem Wege in gegenseitige Beziehungen tretende Bläschen oder Kammern verstanden werden. Gestützt auf rein inductive Wahrnehmungen können wir vielmehr aus diesen den sehr wahrscheinlichen Satz ableiten, dass höher differenzirte Pflanzen mit wirklicher Gewebebildung nur einen einzigen Protoplasmakörper enthalten, der durch Stoffaufnahme und Wachsthum aus demjenigen der Spore oder Eizelle hervorgeht.

Im Sinne dieser Auffassung des Pflanzenorganismus stellen sich die Zellbildungsvorgänge als eine fortgesetzte Zerklüftung des durch alle Theile der Pflanze sich erstreckenden Protoplasmakörpers, durch ein an die Aussenmembranen sich anschliessendes, orthogonal-trajectorisches System siebartig durchlöcherter, fadenförmige Protoplasmafortsätze aufnehmender Scheidewände dar.

Als ich meine Beobachtungen[1] über zusammenhängende Protoplasmakörper im Endosperm einiger Pflanzen im Jahre 1879 niederschrieb, waren analoge Structurverhältnisse nur für die Siebröhren bekannt. Dieser Umstand war es, der mir bei der physiologischen Deutung der beobachteten Structurverhältnisse, entsprechend dem damaligen Stande der Wissenschaft, nur Beziehungen derselben zu ernährungsphysiologischen Vorgängen nahelegen konnte, da ja zu dieser Zeit auch die Function der Siebröhren von den competentesten Physiologen von keinem andern Gesichtspunkte aus beurtheilt wurde.

Strasburger bestätigte im Wesentlichen meine Befunde; er wies die Porosität der Schliesshäute von Tüpfeln anderer Objecte nach.[2] In einem besonderen Capitel[3] des citirten Buches werden die einschlägigen Fragen von einem generelleren Standpunkte aus besprochen, und für die Möglichkeit eines einheitlichen Zusammenwirkens sämmtlicher Theile des Pflanzenorganismus das Postulat eines directen anatomischen Zusammenhanges der Plasmakörper hingestellt.[4] Es gebührt somit Strasburger das Verdienst, das Vorhandensein der in den meisten Fällen nur sehr schwer erschliessbaren Structurverhältnisse der Zellmembranen in ganz bestimmte Beziehung zu allgemeinen, das Pflanzenleben betreffenden Fragen gebracht zu haben.

Eine Besprechung der übrigen über den fraglichen Gegenstand bereits vorhandenen Literatur liegt nicht im Plane der vorliegenden Arbeit. Es dürfte eine solche Besprechung auch kaum zu rechtfertigen sein, nachdem gerade in neuester Zeit die botanische Literatur mit einer sehr gediegenen Zusammenstellung von der Hand Gardiner's,[5] eines hervorragenden Sachkenners, bereichert wurde, die eine nach den einzelnen Erscheinungen geordnete, und, wie ich mich zur Genüge überzeugen konnte, auch

[1] Tangl, Jahrb. f. wiss. Bot. XII, p. 170 ff.

[2] Strasburger, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882, p. 15, 20, 23 ff.

[3] L. c. p. 246.

[4] L. c. p. 249.

[5] W. Gardiner, On the continuity of the protoplasm through the walls of vegetable cells. Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, III. Bd. 1. Heft 1884, p. 52 ff.

eine völlig sachgemässe Analyse und Kritik derselben darstellt. Ausführliche Angaben über die von diesem Forscher benützten Untersuchungsmethoden und die mit Hilfe dieser erlangten Resultate, welche nicht allein die Reservestoffbehälter ruhender Samen, sondern auch Zellen functionirender Gewebe betreffen, sind sowohl in der citirten Schrift, als auch in einer andern bereits früher erschienenen Abhandlung desselben Forschers zu finden.[1] In physiologischer Beziehung betrachtet Gardiner die Siebplattenstructur der Membranen von Endospermzellen als Einrichtungen, durch welche während der Keimung die Stoffwanderung und Übertragung unorganisirter Fermente vermittelt wird. In Bezug auf den nachweisbaren Zusammenhang der Protoplasmakörper functionirender Zellen, wie derjenigen der Gelenkpolster, vertritt Gardiner die Ansicht, dass durch denselben die gegenseitige Wechselwirkung der Pflanzentheile unter einander zu Stande komme. Er schliesst den betreffenden Absatz seiner Abhandlung mit den Worten: „For instane there can be little doubt that the conduction of a stimulus, which can be readily observed in the leaves of Mimosa pudica is effected by this means.“[2]

Zur Vervollständigung der von Gardiner bereits gegebenen Darstellung der Literatur habe ich hier nur noch von einigen neueren Arbeiten Notiz zu nehmen.

Schmitz[3] wies das Vorhandensein offener Communicationen zwischen den Zellen des Florideenthallus nach. Seinen Angaben nach liegt den sehr dünnen Schliesshäuten primärer und secundärer Tüpfel der Scheidewände beiderseits eine Platte an, die hinsichtlich ihres Verhaltens gegen Färbungsmittel eine sehr grosse Analogie mit dem sogenannten Schleim der Siebröhren zeigt. Beide den Abschluss des Protoplasmaschlauches längs der Tüpfelfläche bildenden Plattenpaare stehen mittelst zahlreicher, die Schliesshaut durchsetzender Stränge in unmittelbarer Verbindung.

---

[1] W. Gardiner, Philos. Transactions of the Roy. Society. Part. III. 1883, p. 517 ff.

[2] Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. Bd. III, p. 87.

[3] Schmitz, Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. Sitzungsb. der Akad. d. Wiss. zu Berlin 1883, p. 219.

Schmitz spricht die Ansicht aus, dass die Verbindungsstränge zwischen den beiden Verschlussplatten der Tüpfel wesentlich der Übertragung dynamischer Einwirkung von Zelle zu Zelle dienen, während die entsprechenden Poren daneben noch einen leichteren Austausch gelöster Substanzen zwischen den beiden benachbarten Zellen ermöglichen. Ein Wandern des Protoplasmas von Zelle zu Zelle vermittelst dieser offenen Verbindungswege hält Schmitz für ausgeschlossen.

Diese durch Schmitz gewonnenen Resultate muss ich als um so beachtenswerther bezeichnen, als dieselben auf eine länger vorausgegangene phylogenetische Entwicklung jener Structuren der Zellenmembranen hinweisen, durch welche im Pflanzengewebe der directe Zusammenhang benachbarter Protoplasmakörper bewirkt wird.

Eine recht gründliche, weiteren botanischen Kreisen jedoch kaum bekannte Arbeit von Pfurtscheller[1] hat zum Theil den fraglichen Gegenstand zum Vorwurf. Dieselbe betrifft das Endospermgewebe verschiedener Pflanzen. Zur Darstellung der intermembranalen Verbindungsfäden wendet Pfurtscheller die Tinction mittelst Jodtinktur oder Rosanilin nach vorhergegangener Quellung in Kalilauge oder Chromsäure an. Diese Methode ergab auch für das Endosperm von *Strychnos potatorum*, ein gewiss sehr schwieriges Object, insofern ein günstiges Resultat, als mittelst dieser die poröse Beschaffenheit der Tüpfelmembran nachgewiesen werden konnte.

Im Jänner d. J. ging mir durch die Güte des Verfassers eine denselben Gegenstand betreffende, kleine aber sehr inhaltreiche Arbeit Russow's[2] zu. Die dargelegten Resultate wurden mittelst einer Methode erhalten, die der Hauptsache nach der von Gardiner beschriebenen entspricht. Russow wendet sie jedoch mit der Modification an, dass er die frischen Schnitte vor dem Aufquellen in H_2SO_4 zunächst mit Jodkalium-Jodlösung behandelt.

---

[1] Pfurtscheller, Über die Innenhaut der Pflanzenzelle, nebst Bemerkungen über offene Communicationen zwischen den Zellen. Wien. Selbstverlag des k. k. Franz-Joseph-Gymnasiums. 1883.

[2] Russow, Über den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen. Sitzungsb. d. Dorpater Naturforschergesellschaft. Sept. 1883.

Zur Tinction, eventuell erst nach Behandlung mit wässeriger Pikrinsäure, wendet Russow Anilinblau [1] an. Im speciellen Theil seiner Schrift gibt Russow an, dass die Protoplasmakörper benachbarter Bastparenchymzellen zahlreicher Pflanzen aus den verschiedensten Familien [2] mittelst Fadengruppen zusammenhängen, die theils die Schliesshäute der an den Seitenwänden befindlichen Tüpfel, theils in feinerer Ausbildung die Querwände in ihrer ganzen Ausdehnung durchsetzen.

Ein ähnlicher Zusammenhang von Protoplasmakörpern ist nach Russow zwischen Bastparenchym- und Baststrahlzellen, sowie zwischen den Zellen des letzteren Gewebes vorhanden. In Bezug auf die Structur der Verbindungsfäden gibt Russow an, dass dieselben aus granulirter Substanz gebildet erscheinen. Er constatirt ferner das Vorhandensein intramembranaler Plasmaverbindungen für die Primordialtüpfel der radialen Wände der Cambiumzellen, sowie für die Membranen der Zellen des Vegetatonskegels in einer Region, wo noch Theilungen stattfinden. Diese Befunde führen unseren Autor zur Annahme, dass die Verbindungsfäden keine nachträglichen Bildungen in einer ursprünglich vollständig ausgebildeten Membran darstellen, sondern den während der Scheidewandbildung vorhandenen, zwischen den Tochterkernen ausgespannten persistirenden Protoplasmafäden entsprechen, wodurch die Ausbildung der Scheidewand als einer siebartig durchlöcherten Platte zu Stande kommt, und die Continiutät des Protoplasmas beider Tochterzellen erhalten bleibt.[3]

Die beschriebenen Structurverhältnisse bringt Russow in directe Beziehung mit den Vorgängen der Stoffbewegung von

---

[1] Aus der Arbeit Russow's ist nicht zu entnehmen, ob der in H_2O oder Alkohol lösliche Farbstoff verwendet wurde; frühere Publicationen lassen vermuthen, dass ersterer gemeint sei.

[2] *Rhamnus Frangula, Viburnum Opulus, Quercus, Evonymus, Fraxinus, Prunus, Populus, Alnus, Aesculus, Sorbus, Daphne, Pinus, Picea, Lappa, Gentiana cruciata, Lunaria rediviva, Epilobium, Humulus, Cucurbita, Solanum Dulcamara.*

[3] Die eigenthümliche Structur der Membranen des Endosperms von *Strychnos nux vomica* wurde bereits von mir, allerdings nur vermuthungsweise, mit gewissen Differenzirungen des Protoplasmas auf Vorstadien der Zellbildung in Beziehung gebracht. Vgl. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XII, p. 180.

Zelle zu Zelle; er weist aber auch auf die Bedeutung der die Plasmakörper verbindenden Fäden als Vermittler dynamischer Reize hin.

Die eigenen Beobachtungen, die in Folgendem mitgetheilt werden sollen, haben vornehmlich zum Gegenstande, unter gewissen äusseren Einflüssen erfolgende Umlagerungen in den Epidermiszellen älterer Schalen der Zwiebel von *Allium Cepa.* Da ich die eigenthümliche Reaction der Zellen des besagten Gewebes auf gewisse, und zwar durch Verwundung hervorgerufene Reize in ursächlichen Zusammenhang mit der anatomischen Continuität des Protoplasmas dieser Zellschicht bringe, muss ich der Darstellung physiologischer Befunde das einschlägige anatomische Detail vorausschicken.

Anlangend die Methode der anatomischen Untersuchung sei bemerkt, dass ich behufs Nachweises des gegenseitigen Zusammenhanges der Protoplasmakörper mittelst H_2SO_4 hergestellte Corrosionspräparate benützt habe. Zur Tinction diente in H_2O lösliches Anilinblau. Von den Farbstoffen, die Gardiner empfiehlt, habe ich nur in Alkohol lösliches Anilinblau versuchen können; die Tinction ergab jedoch weniger scharfe Bilder. Näheres über die Untersuchungsmethode selbst brauche ich hier um so weniger mitzutheilen, als dieser Gegenstand in den eingangs citirten Schriften Gardiner's und Russow's mit erschöpfender Gründlichkeit behandelt ist und ich im Wesentlichen die von beiden genannten Forschern ausgebildeten Methoden für meine Zwecke acceptirte. Bemerken muss ich jedoch, dass die von Russow empfohlene Behandlung der Präparate mit Jod vor der Einwirkung der H_2SO_4 mir keine besseren Resultate ergab, als die directe, daher Corrosion frischer Flächenschnitte. Ich habe daher im weiteren Verlaufe meiner Untersuchungen von der Jodbehandlung Abstand genommen.

Anatomisches.

Der Zusammenhang der Protoplasmakörper. Die Quer- und Seitenwände der Epidermiszellen der Aussen- und Innenseite älterer Schalen erscheinen auch im ungequollenen Zustand deutlich getüpfelt. Nach Behandlung mit Chlorzinkjod stellen sich die Tüpfel als helle Felder auf dem von den übrigen

Wandpartien gebildeten blauen Grunde dar. Entsprechend der schwachen Verdickung der betreffenden Zellwände besitzen die Tüpfelcanäle eine nur sehr geringe Tiefe. Nach Behandlung mit schwach concentrirter H_2SO_4 bieten die mit Anilinblau tingirten, und in concentrirtem Glycerin betrachteten Epidermiszellen folgendes Bild dar: Der tiefblau gefärbte, von den verdickten Membranstellen an den meisten Stellen der Zelle abgelöste Wandbeleg zeigt kurze, abgestumpfte, von den deutlich verlängerten Tüpfelcanälen eingeschlossene Fortsätze, die sich in der Mehrzahl der Fälle in innigem Contact mit den Tüpfelflächen befinden. Die in das Lumen der Zelle vorspringenden Theile der Membran, sowie die innerhalb derselben befindlichen Stücke der Mittellamelle lassen keine Färbung erkennen. Hingegen präsentirt sich die zur Tüpfelfläche in senkrechter Richtung aufgequollene Schliesshaut als eine tiefblau gefärbte Scheibe zwischen den Enden der gegen einander gerichteten Protoplasmafortsätze benachbarter Zellen. Bei scharfer Einstellung auf den optischen Durchschnitt habe ich an den gefärbten Schliesshäuten älterer Glycerinpräparate öfter eine zur Fläche ersterer senkrecht gerichtete Streifung beobachtet. — Aus diesem Befunde lässt sich mit Sicherheit nur so viel ableiten, dass die Schliesshaut der Tüpfel eine von den übrigen Theilen der Membran verschiedene stoffliche Beschaffenheit besitzt. Zur Entscheidung der Fragen, ob die beobachtete Streifung der Schliesshäute einer siebartigen Perforation derselben entspricht, ob ferner die oft vorhandene stärkere Adhäsion der Fortsätze an die Tüpfelflächen durch das Vorhandensein feiner, die Schliesshaut durchziehender Verbindungsfäden oder durch Ursachen anderer Art bewirkt wird, vermögen die eben dargestellten Befunde nicht beizutragen.

Ein ganz eigenthümliches Bild gewährt das Epidermisgewebe, wenn die Tinction nach dem Aufquellen in stärker concentrirter Säure vorgenommen wird. In gelungenen Präparaten dieser Art erscheinen die Plasmakörper benachbarter Zellen durch helle, der aufgequollenen Membran entsprechende Zwischenräume von einander getrennt. Die Ausfüllungsmassen der in senkrechter Richtung stark verlängerten, nun etwas verschmälerten Tüpfelcanäle erscheinen als gegeneinander gerichtete Fortsätze, die eine dreifache Art des Zusammenhanges erkennen lassen. In

den meisten Fällen wird die Verbindung benachbarter Fortsätze hergestellt durch ein lichtblau gefärbtes, schwach lichtbrechendes Zwischenstück, welches in der optischen Durchschnittsansicht kreisförmig, elliptisch oder spindelförmig contourirt erscheint oder die Umrisse einer flachen Tonne zeigt. Ich habe an dieser im Verlaufe der Protoplasmafortsätze auftretenden helleren, eine grössere oder kleinere Varicosität ersterer darstellenden Partie, mit den mir zur Verfügung stehenden optischen Hilfsmittel mit Sicherheit nichts beobachtet, was auf das Vorhandensein bestimmter Structurverhältnisse hinweisen würde. Das völlig hyalin aussehende Zwischenstück entspricht aber, wie ich mit grösster Bestimmtheit zu behaupten in der Lage bin, nicht der durch die stattgefundene stärkere Quellung veränderten Substanz der Tüpfelschliesshaut. Ich habe nämlich in recht zahlreichen Fällen die relativ noch wenig veränderte Schliesshaut im Äquator des Zwischenstückes als intensiv blau gefärbte, deutlich gestreifte Mittelplatte vorgefunden. In stärker gequollenen Präparaten bewirkt die Einwirkung des Glycerins nach kurzer Zeit die völlige Entfärbung der Schliesshaut, so dass nachträglich die Continuität der hellen, zwischen die Enden der Protoplasmafortsätze eingeschalteten Zone auch in solchen Fällen mit Sicherheit constatirt werden kann, wo dieselbe anfänglich durch die noch gefärbte Schliesshaut unterbrochen schien.

Es besteht für mich gar kein Zweifel, dass Gardiner dieselbe Structur, die ich eben beschrieben habe, an seinen mit Methylviolett und Hofmannsblau gefärbten Präparaten des Parenchymgewebes des Pulvinus von *Mimosa pudica* beobachtete. Ich entnehme dies aus seiner Figur[1], und der von ihm gegebenen Schilderung der betreffenden Verhältnisse. Gardiner gibt an, dass zwischen den gegeneinander gerichteten Enden der intensiver gefärbten Protoplasmafortsätze eine heller gefärbte Partie zu sehen ist. Über dasselbe spricht er sich folgendermassen aus: „This lighter stained area exhibits a hasiness and appears to be somewhat indistinct; although well defined from the rest of swollen cell-wall, and clean enough not to be confounded with the middle lamella.“[2]

[1] Gardiner, Trans. of the Roy. Soc. Part. III. 1883. Taf. 68, Fig. 5.
[2] Gardiner, l. c. p. 883.

Gardiner macht ferner die sehr wichtige Angabe, dass an der fraglichen hellen Zone, die die Gestalt einer abgeplatteten Kugel besitzt, unter stärkerer Vergrösserung eine bogig verlaufende Streifung sichtbar wird. In Bezug auf dieses Structurverhältniss bemerkt jedoch Gardiner[1] Folgendes: „The appearance of striation is howewer exceptional, and as a rule nothing more than the colouration and the form that such colouration assures can be made out". Es geht aus diesen Angaben hervor, dass die durch die Art des Zusammenhanges benachbarter Protoplasmakörper bedingten Structuren, soweit dieselben überhaupt in Corrosionspräparaten sichtbar gemacht werden können, selbst an demselben Objecte nicht immer mit gleicher Schärfe demonstrirbar sind. Wenn man nun bedenkt, dass die analogen, in deutlicherer Ausprägung vorhandenen Structuren verdickter Endospermmembranen bei der Betrachtung unter schwächerer Vergrösserung, wie dies Gardiner[2] hervorhebt und ich bestätigen kann, nur das Bild einer gestreiften oder auch nur gefärbten Zone darbieten, so darf wohl mit einiger Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, dass die von mir beschriebenen Verbindungsstücke der Protoplasmafortsätze einem System sehr zahlreicher, durch die quellende Membran zu grösserer Länge ausgeponnener Verbindungsfäden von grosser Feinheit entsprechen.

Ich nehme auch gar keinen Anstand, die von mir an meinem Objecte ermittelten Befunde mit denjenigen in Vergleich zu bringen, die Russow[3] für die Parenchymzellen der von ihm untersuchten Gewebe angibt. Seiner Beschreibung nach werden die Schliesshäute der Seitenwandtüpfel von drei bis fünf perlschnurartigen Fäden durchzogen; in jedem Faden zählt man drei bis sieben, meist fünf ziemlich äquidistante Körnchen. Auf den Querwänden stellen die Verbindungsfäden nicht auf bestimmte Stellen derselben localisirte Bildungen dar, es werden erstere vielmehr in ihrer ganzen Ausdehnung, und wie dies Russow ausdrücklich hervorhebt, von äusserst feinen, nur mit kleinen Rauhigkeiten und Granulationen versehenen Fäden durchzogen.[4] Für die

[1] Gardiner, Arb. d. bot. Inst. zu Würzb. Bd. III, p. 64.

[2] Gardiner, l. c. p. 66.

[3] Russow, l. c. p. 7.

[4] Russow, l. c. pag. 8.

Deutung, die ich meinen bereits geschilderten Befunden zu geben habe, glaube ich diese Angaben Russow's insoferne verwerthen zu müssen, als aus ihnen hervorgeht, dass die in Corrosionspräparaten sichtbaren, durch die siebröhrenartige Verbindung der Zellen bedingten Structuren selbst in derselben Zellwand mehr oder minder prägnante Bilder darbieten können, sei es nun, dass diese Verschiedenheiten mit ungleichen Quellungsverhältnissen der die Verbindungsfäden aufnehmenden Membranpartien oder mit präformirten Differenzen betreffs der Ausbildung der gewissen Membranabschnitten angehörigen Systeme von Verbindungsfäden zusammenhängen. Wie es nun gewiss zulässig wäre, minder klare Bilder, die ein Abschnitt der Zellmembran in Bezug auf die fraglichen Verhältnisse darbieten würde, nach dem zu beurtheilen, was ein anderer derselben Membran in klarerer Weise demonstrirt, so dürfte es wohl auch gestattet sein, dasjenige, was an einem minder günstigen Object zu beobachten ist, nach dem zu beurtheilen, was ein anderes in prägnanterer Weise zur Anschauung bringt.

Eine positive, alle möglichen Einwendungen beseitigende Grundlage für die bereits ausgesprochene Ansicht, dass das Protoplasma der Epidermiszellen von *Allium Cepa* sich in symplasmatischer, dieses ganze Gewebe umfassender Verbindung befindet, hat sich aus den bisherigen Darlegungen noch nicht ergeben. Den Sachverhalt entscheidende Argumente glaube ich jedoch aus den im Folgenden zu schildernden Befunden ableiten zu können.

Die beschriebenen hellen tingirten Zonen zwischen den Enden gegeneinander gerichteter Protoplasmafortsätze sind in meinen Präparaten keine constante Erscheinung. Ich finde nämlich anstatt derselben recht häufig Structuren vor, die den Eindruck machen, als wäre in die Substanz der zusammenhängenden, continuirlich durch die Schliesshaut verlaufenden Stränge, ein länglicher oder spindelförmiger, die innere farblose Substanz einer an dieser Stelle auftretenden Varicosität bildender Körper eingeschoben. In der Flächenansicht erscheinen die einander zugekehrten Fortsätze an den betreffenden Stellen in je zwei divergirende, kürzere oder längere, eine sehr scharfe Tinctionsfärbung zeigende, untereinander continuirlich zusammenhängende Schenkel

gespalten. Die Beantwortung der Frage, in welcher Weise die beschriebene Structur, die mit voller Sicherheit auf das Vorhandensein einer wirklichen Massencontinuität benachbarter Protoplasmakörper schliessen lässt, in Beziehung zum siebplattenartigen Bau der Schliesshaut gebracht werden könne, bietet einige Schwierigkeiten dar.

Zunächst glaube ich die Annahme, es könnte sich hiebei um ein Artefact handeln, welches dadurch zu Stande kommt, dass die in der Schliesshaut ursprünglich gleichmässig vertheilten Verbindungsfäden sich bei der Quellung der letzteren in zwei Partien vertheilen und dann zu zwei dickeren strangförmigen Gebilden verschmelzen, abweisen zu müssen. Hillhouse[1] hat nämlich ein analoges Structurverhältniss für die Parenchymzellen der Rinde von *Ilex Aquifolium* abgebildet und es zeigt seine Figur, worauf ich besonderes Gewicht lege, die zweisträngige Verbindung der benachbarten Plasmafortsätze in der noch nicht aufgelösten Schliesshaut, also unter Verhältnissen, die eine gegenseitige Annäherung, resp. das Verschmelzen der Fäden zu dickeren Strängen völlig ausschliessen. Auch Russow[2] hat dieselben Structuren, und zwar an Präparaten aus der Cambiumregion beobachtet. Er beschreibt die betreffenden Verhältnisse in den Worten: „Man erblickt nämlich an jedem der lang ausgezogenen, aus feinkörnigem Protoplasma bestehenden Verbindungsstränge, die zwischen den benachbarten Cytoplasten ausgespannt sind, an zwei Stellen eine Anschwellung; das mittlere Stück des Fadens zwischen den beiden Anschwellungen, dann und wann der Länge nach in zwei Fäden gespalten, repräsentirt natürlich das in den Poren der Schliesshaut befindliche, durch die Quellung der Mittellamelle gleichsam ausgesponnene Protoplasma.“ ... Ich habe in diesem Citat die Worte, auf die meine Befunde zu beziehen sind, unterstrichen. Bezüglich der fraglichen Structuren scheint mir nun die Annahme am nächsten zu liegen, dass diese den optischen Ausdruck einer gelegentlich vorkommenden hohlcylindrischen Anordnung der die Schliesshaut durchziehenden

[1] Hillhouse, Bot. Centralbl. Bd. XIV, Taf. III, Fig. 5.

[2] Russow, l. c. p. 15.

Verbindungsfäden darstellt, wie sie neuerdings von Schmitz[1] für die Florideentüpfel angegeben wurde.

Die Schärfe mit welcher die beschriebenen, im Durchschnitt zweisträngigen Verbindungen hervortreten, variirt selbst in gelungensten Präparaten von Stelle zu Stelle; dies dürfte mit Verschiedenheiten der Gestalt der betreffenden Tüpfelflächen zusammenhängen. Letztere erscheinen nämlich in der Flächenansicht bald kreisrund, bald länglich; im letzteren Falle verläuft die grössere Axe der Tüpfelfläche parallel mit den schmalen Kanten der Seitenwand. Es ist nun ohne weiteres klar, dass Verbindungsfäden, die in peripherischer Anordnung längliche Tüpfelflächen durchziehen, bei einer Lage, die der Flächenansicht der Epidermis entspricht, schärfere Randcontouren des hellen Mitteltheiles, als solche ergeben müssen, die kreisrunden Tüpfelflächen angehören.

In meinen Präparaten finde ich ausser Fortsätzen, die mittelst einer besonders differenzirten Stelle zusammenhängen, auch noch solche, die benachbarten Zellen angehörend, sich nach kürzerem oder längerem Verlaufe zu compacten, die Zellwandungen durchziehenden, mehr oder minder dicken Fäden vereinigen. Dass Structuren dieser Art, die das Bild eines directen Zusammenhanges der Protoplasmakörper mittelst offener Tüpfel gewähren, nicht präformirt sein können, ergibt die Erwägung der Thatsache, dass in den Tüpfelräumen ausnahmslos eine mittelst bekannten Methoden leicht nachweisbare Schliesshaut auftritt. Ich befinde mich bezüglich dieses Punktes in Übereinstimmung mit Gardiner's Ansichten.[2]

Von Hillhouse[3] werden direct zusammenhängende Fortsätze benachbarter Protoplasmakörper für die von ihm untersuchten Parenchymgewebe der Blattbasis und Rinde von *Prunus Laurocerasus*, *Aesculus Hippo.*, *Ilex Aquifol.* und des Markes der Winterknospen von *Acer Pseudopl.* dargestellt. Die Realität dieser Bilder wird von Gardiner[4] bestritten. In Bezug auf Gardiner's

[1] Schmitz, l. c. p. 219.
[2] Gardiner, Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg. Bd. III, p. 63.
[3] Hillhouse, Bot. Centralbl. Bd. XIV, Taf. III.
[4] Gardiner, l. c. p. 85.

Argumente habe ich zu bemerken, dass mir sowohl die Epidermis der Aussen- wie der Innenseite der Schalen ganz übereinstimmende Befunde ergab. Da nun, wie bekannt, die Epidermis der Innenseite älterer Schalen bereits völlig resorbirte Zellcomplexe bedeckt, so kommt bei der Untersuchung derselben die sonst mögliche Fehlerquelle, die sich aus dem Vorhandensein mehrerer übereinanderliegender Zellschichten ergeben könnte, nicht in Betracht. Es können demnach bei diesem Untersuchungsobject sichtbare directe Verbindungen der Corrosionspräparate mit voller Sicherheit auf dieselben Membranstellen bezogen werden. Aus diesem Grunde kann ich mich der Deutung, die Gardiner den Befunden von Hillhouse gibt, nicht anschliessen; ich muss vielmehr in Übereinstimmung mit den Ansichten, die Russow in einer früher bereits angezogenen Stelle seiner Schrift äussert, die Meinung vertreten, dass die in Corrosionspräparaten sichtbaren directen Verbindungen durch tingirtes, ursprünglich an der Schliesshaut vorhandenes Protoplasma bewirkt werden. Da aber die betreffenden Bilder nach anderweitigen Erfahrungen nicht natürlicher Präformationen entsprechen können, so glaube ich keinen Fehlschluss zu machen, wenn ich annehme, dass die hie und da sichtbaren directen Verbindungen benachbarter Plasmakörper, durch gelegentliche Conglutination der siebplattenartig durchbrochene Schliesshäute durchsetzenden Verbindungsfäden, nach erfolgter Auflösung der ersteren zu Stande kommt. Ich stehe daher gar nicht an die in Corrosionspräparaten sichtbaren Structuren der zuletzt beschriebenen Art als völlig beweiskräftig für das Vorhandensein einer gegenseitigen Verbindung zwischen den Protoplasmakörpern von Gewebezellen anzusehen.

Fasse ich nun das Gemeinsame, welches allen oben geschilderten Befunden zu Grunde liegt, zusammen, so ist es in Summa dies: Der materielle Zusammenhang der Protoplasmakörper ist durch die Membranen des untersuchten Gewebes nicht aufgehoben; jene stellen vielmehr grössere oder kleinere, in den betreffenden Zellräumen untergebrachte Abschnitte eines in der Epidermis ausgebreiteten Symplasmas dar.

Die Vertheilung des Plasmas und die Zellkernlage. In den schmalen und sehr flachen Epidermiszellen der

Schalenbasis steckt der Zellkern in einer die betreffenden Zellen in ihrer ganzen Breite durchsetzenden Protoplasma-ansammlung. Letztere tritt in äquidistanter Entfernung von der basi- und acroscopen Querwand auf. In engeren Zellen dieser Zone erscheint der Kern häufig als ein das Lumen derselben verschliessender Propf, der sich im Contacte mit der Aussen- und Innenwand, sowie beiden Seitenwänden der Zellmembran befindet. Mit wachsender Entfernung von der Schalenbasis nimmt die Länge der Epidermiszellen allmälig zu; sie sinkt auf ein Minimum auf den Stellen des grössten Schalenumfanges, wo die Dimensionen der Epidermiszellen das Maximum der Grösse in der Querrichtung erlangen. Hier erscheinen die Epidermiszellen der Aussenseite, in der Flächenansicht fast gleichaxig gestaltet. In den Zellen sämmtlicher über der Schalenbasis befindlichen Zonen erscheint der Zellkern auf die Aussenwand zurückgezogen, wo derselbe unter normalen Verhältnissen eine fixe Lage in der Nähe des Mittelpunktes jener inne hat. Abweichungen von dieser auf die Aussenwand centrirten Lage des Kernes kommen dadurch zu Stande, dass derselbe mit einem grösseren oder kleineren Theile seiner Masse auf eine Seitenwand übergreift oder sogar ganz seitenwandständig wird und dann bei der Flächenansicht der Epidermis in der Profilstellung sichtbar ist. Letzteres scheint relativ häufiger in den Epidermiszellen der Innen- als der Aussenseite der Fall zu sein. — Oscillationen um die Ruhelage habe ich auch bei länger fortgesetzter Beobachtung lebender Zellen nicht wahrnehmen können; es dürften dieselben gewiss, falls sie überhaupt vorhanden sind, sich nur innerhalb sehr enger Grenzen bewegen, so dass man die unter normalen Verhältnissen vorhandene Kernlage geradezu als eine fixe betrachten kann.

In Zellen von breiter Tafelform stellt der Wandbeleg eine auf der Innenfläche der Membran gleichmässig ausgebreitete Schicht dar, was übrigens auch in den stärker verlängerten Zellen in der Nähe der Schalenbasis häufig der Fall ist. In diesen Zellen sind sehr oft an den Querwänden Plasmaansammlungen vorhanden, durch welche ihr Lumen an einem oder beiden Endabschnitten abgerundet wird. Als besonders wichtig muss ich hervorheben, dass einseitig auftretende Plasmaansammlungen mit glei-

cher Häufigkeit an acro- wie auch basiscopen Querwänden vorgefunden werden. Man erhält daher bei der Durchmusterung grösserer Epidermisabschnitte sofort den Eindruck, dass eine bestimmte Gesetzmässigkeit hinsichtlich des Auftretens besagter Plasmaansammlungen unter normalen Verhältnissen nicht vorhanden ist. Im frischen Zustande erscheinen dieselben, bei der Betrachtung unter gewöhnlicher Vergrösserung, aus gleichmässig körniger Substanz gebildet; sie besitzen gegen den Zellsaft keine schärfere Abgrenzung, als die übrigen Theile des Wandbeleges. In Alkohol fixirtes Material bringt oft hinsichtlich der Plasmaansammlungen Structuren zur Anschauung, die völlig den lebend beobachteten entsprechen. Unter mir nicht näher bekannten Verhältnissen ruft die Alkoholbehandlung an den Plasmaansammlungen gelegentlich Veränderungen hervor, die sich öfter auf grössere Abschnitte der Epidermis erstrecken und dann leicht als präformirte Bildungen angesehen werden könnten. In diesen Fällen erscheint die Plasmaansammlung gegen den Zellsaft durch ein fast membranartiges, gegen die betreffende Querwand emporgewölbtes, aus stark lichtbrechender Substanz bestehendes Diaphragma abgegrenzt. Die übrige im Raume zwischen dem Diaphragma und der Querwand vertheilte Plasmamasse zeigt schon bei der Betrachtung unter schwacher Vergrösserung (250—300) in der Durchschnittsansicht die Gestalt eines aus körniger Substanz bestehenden Netzes mit hellen hyalinen Maschenräumen. Dass diese Structuren zum grössten Theil durch artificielle Veränderungen bei der Härtung zu Stande kommen, ergibt sich sofort aus der Untersuchung lebender Zellen dieser Art, bei denen die Plasmaansammlung eine membranartige Abgrenzung gegen den Zellsaft absolut nicht, und einen reticulären Bau erst bei Anwendung sehr starker Vergrösserung, jedoch immer nur in viel schwächerer Ausprägung erkennen lässt.

Der Bewegungsmodus des Protoplasmas fällt unter den Begriff der Circulation, die sich im Wandbelege und den öfter vorhandenen strangförmigen, von der Aussen- zur Innenwand verlaufenden Verbindungen desselben in wechselnden Richtungen vollzieht. In den beschriebenen querwandständigen Plasmaansammlungen zeigen die Mikrosomen eine wimmelnde Bewegung, die sich auf diesen Punkten mit augenscheinlich bedeutend

geringerer Intensität vollzieht, als diejenige der Mikrosomen in den übrigen Theilen des Wandbeleges. Die stärkere Mächtigkeit des Wandbeleges auf manchen Querwänden dürfte demnach mit einer spontan eintretenden Verringerung der Bewegungsintensität des Protoplasmas innerhalb der betreffenden Abschnitte desselben zusammenhängen.

Physiologisches.

Um bei der Beschreibung der durch operative Eingriffe, und zwar mittelst durchgehender oder nur bis in die äussersten Zellschichten der Zwiebelschalen sich erstreckender Einschnitte, im Inhalte der Epidermiszellen hervorgerufenen Umlagerungen, längere Umschreibungen zu vermeiden, will ich im Folgenden mich einiger Ausdrücke bedienen, über die ich nur wenige Worte vorauszuschicken nöthig habe.

Als Wundfläche bezeichne ich die Gesammtheit der durch Einschnitte freigelegten Wände der Epidermiszellen. Bei Anwendung scharfer Messer wird die Lebensthätigkeit der Zellen, die an die durch den Schnitt geöffneten direct angrenzen, nicht im geringsten alterirt, und man erhält eine Wundfläche, welche je nach der Schnittrichtung entweder von den Seitenwänden oder von diesen in Verbindung mit den Querwänden der Epidermiszellen gebildet wird.

Einen in die Richtung der Längsaxe der Epidermiszellen fallenden Schnitt bezeichne ich als medianen, und den zu diesem senkrecht orientirten, also in der Richtung der Querwände verlaufenden, als queren.

Umlagerungen im Protoplasma, resp. der Kerne, die eine bestimmte Orientirung zur Lage der Wundfläche erkennen lassen, bezeichne ich als traumatrope.

Die Methode der Untersuchung bestand darin, dass ich die operirten Zwiebeln in feuchte, in einem verschliessbaren Zinkblechkasten befindliche Sägespäne legte, in denen die Objecte bei gewöhnlicher Temperatur bis zur Untersuchung verblieben. Thermostatische Apparate, die es mir möglich gemacht hätten, die Untersuchungsobjecte höheren Temperaturen zu exponiren, wodurch der physiologische Effect der Verletzungen gewiss

beschleunigt und vielleicht auch gesteigert werden müsste, konnte ich äusserer Verhältnisse wegen nicht in Anwendung bringen.

Hinsichtlich der physiologischen Reaction auf Verletzungen zeigen die Epidermiszellen der Aussen- und Innenseite ein übereinstimmendes Verhalten. Es vollziehen sich jedoch, wie ich meinen bei gewöhnlicher Temperatur vorgenommenen Experimenten entnehme, die Umlagerungen in der Epidermiszelle der Aussenseite rascher, als in denjenigen der Innenseite. Zu meinen Versuchen habe ich daher hauptsächlich die Epidermis der Aussenseite verwendet. Ich hege gar keinen Zweifel, dass eine bis zum entsprechenden Optimum gesteigerte Temperatur die Reactionsfähigkeit der Epidermis der Innenseite erhöhen müsste, und dass dann auch mit dieser von dem übrigen Gewebe so leicht abtrennbaren und für die histologische Untersuchung direct gewinnbaren Zelllage, eben so prägnante Resultate, wie mit der Epidermis der Aussenseite erhalten werden könnten.

Bevor ich zur Darstellung der physiologischen Befunde übergehe, die sich hauptsächlich auf die Epidermis der Aussenseite beziehen, will ich hier noch die Bemerkung einschalten, dass der Effect der Gewebeverletzung in Bezug auf die Epidermis von der Tiefe jener völlig unabhängig ist. Es ergeben daher durch die ganze Dicke der Schalen hindurchgehende Schnitte denselben Erfolg, wie ganz seichte Einschnitte, die nur durch die Epidermis und die äussersten Parenchymschichten sich erstrecken.

Die nachträgliche anatomische Untersuchung wurde an den in Alkohol gehärteten Versuchsobjecten vorgenommen.

Die Wirkung median verlaufender Einschnitte. In diesem Falle wird die Wundfläche von den freigelegten Seitenwänden der Epidermiszellen gebildet. Die 12—15 Stunden nach Herstellung der Wundfläche vorgenommene Untersuchung ergibt folgenden Befund:

1. In sämmtlichen von der Wundfläche nach aussen begrenzten Zellen, mit Ausnahme derjenigen des basalen Theiles der Schalen, befinden sich die Kerne in traumatroper Lage an den freigelegten Seitenwänden; sie sind hier in scharfer Profilstellung sichtbar.

2. Die kürzeren Zellen an den Stellen des grössten Schalenumfanges zeigen ausserdem an der Wundfläche befindliche, zum

Theil auf die Querwände übergreifende, die verschobenen Kerne einschliessende Ansammlungen von Protoplasma. Letzteres ist auf den übrigen Wandstellen als Schichte von gleichmässiger Dicke ausgebreitet.

3. Die traumatropen Umlagerungen sind nicht allein auf die Zellen beschränkt, denen die Wundfläche angehört. Es befinden sich nämlich in den Zellen der folgenden 3—5 Längsreihen die Kerne in deutlich traumatroper Lage an den mit der Wundfläche parallelen Seitenwänden. — Kürzere Zellen zeigen ausserdem noch traumatrope Plasmaansammlungen.

4. Von der Wundfläche weiter entferntere Zellen zeigen den Kern in Flächenstellung neben der Seitenwand, resp. der nach der Wundfläche orientirten Plasmaansammlung.

5. In noch grösserer Entfernung von der Wundfläche sind in entsprechenden Zellen nur schwache traumatrope Plasmaansammlungen sichtbar; die Kerne befinden sich in normaler Lage. Ausserhalb dieser Region sind auch in Bezug auf die Vertheilung des Plasmas normale Verhältnisse vorhanden.

Aus obigen Befunden ist zu entnehmen, dass die Freilegung der Seitenwände als ein von Zelle zu Zelle fortschreitender Reiz zur Wirkung gelangt, welcher innerhalb eines grösseren Epidermisareales nach der Wundfläche orientirte Umlagerungen im Protoplasma und der Kerne bewirkt, dass ferner diese beiden Vorgänge nicht simultan erfolgen. In letzterer Beziehung ist es evident, dass der Kern in die traumatrope Lage erst nach erfolgter Bildung der entsprechend orientirten Plasmaansammlung gelangt.

Behufs Ermittlung der Distanz, bis zu welcher die von der Wandfläche ausgehende Reizwirkung sich im Epidermisgewebe fortpflanzt, wurden grössere Abschnitte desselben mittelst der Camera lucida copirt. Dieses Verfahren ergab, dass Zellen, die sich in einer Entfernung von circa 0·5 Mm. von der Wundfläche befinden, noch der von der letzteren ausgehenden Reizwirkung unterliegen; allerdings beschränkt sich dieselbe in den betreffenden Gewebepartien nur auf die Bildung traumatroper Plasmaansammlungen.

Aus der Vergleichung zahlreicher mir vorliegender Skizzen entnehme ich mit grösster Sicherheit, dass die Reizwirkung in

allen Querzonen der Epidermis sich mit gleicher Geschwindigkeit fortpflanzt, und dass die Distanz, bis zu welcher diese im Gewebe überhaupt vordringt, völlig unabhängig davon ist, ob die einzelnen Querzonen aus schmalen oder breiten Zellen bestehen. Man findet aus diesem Grunde nach medianen Einschnitten auf der Flächeneinheit um so zahlreichere Zellen mit traumatropen Umlagerungen im Protoplasma, resp. der Kerne, je geringer der Querdurchmesser jener ist. Dies scheint mir auch gegen die Zulässigkeit der bereits von Strasburger[1] und v. Nägeli[2] in Erwägung gezogenen Möglichkeit, dass die Reizfortleitung durch Vermittlung moleculare oder micellare Schwingungen der Plasmas übertragender Membranen zu Stande komme, zu sprechen. Denn wäre dies thatsächlich der Fall, so müssten dort, wo der Richtung der Reizfortleitung zahlreiche Membranen entgegentreten, die allfälligen Reizwirkungen in einem höheren Grade abgeschwächt werden, als innerhalb solcher Gewebepartien, wo auf derselben Längen-, resp. Flächeneinheit eine geringere Anzahl von Querwänden vorhanden ist; es müsste daher auch bei unserem Untersuchungsobject die Reizübertragung entlang den Parallelkreisen der Schale in den aus breittafelförmigen Zellen bestehenden Zonen gegenüber den mit vorwiegender Längsstreckung und Verkürzung der Queraxe entschieden gefördert sein. Da diese Consequenz obiger, bereits von Strasburger und Nägeli als unwahrscheinlich hingestellten Annahme der Realität entbehrt, so darf es wohl gestattet sein die Fortleitung der umlagernden Reize, als durch die gegenseitige directe Einwirkung der Plasmakörper bedingt aufzufassen und diese in ursächlichen Zusammenhang mit der Continuität jener im Epidermisgewebe zu bringen. Darnach muss auch angenommen werden, dass die räumlich begrenzte Wirkung des von der Wundfläche ausgehenden Reizes nur aus Widerständen resultiren kann, die in der Substanz des fortleitenden protoplasmatischen Mediums selbst vorhanden sind.

Dass aus den geschilderten Verhältnissen sich auch eine ganz positive Grundlage für die Annahme eines directen Zusammen-

---

[1] Strasburger, Bau und Wachsth. der Zellhäute, p. 249.

[2] v. Nägeli, Theorie der Abstammungslehre. 1884. p. 57.

hanges der Protoplasmakörper des Epidermisgewebes ergibt, und dass dadurch jede Einwendung gegen die Richtigkeit der im Vorhergehenden den anatomischen Befunden gegebenen Deutung völlig beseitigt wird, ist ausführlich zu motiviren kaum nöthig.

In einem schmalen, beiderseits von medianen Einschnitten begrenzten Streifen der Epidermis bleiben die traumatropen Umlagerungen nur auf die Flanken desselben beschränkt, falls seine Breite der Distanz entspricht, bis zu welcher die Reizwirkung überhaupt fortzuschreiten vermag oder kleiner als diese ist. Eine mir eben vorliegende, etwa ein Quadrat-Millimeter Epidermisfläche umfassende Zeichnung eines derartigen von zwei medianen Einschnitten begrenzten 0·5 Mm. breiten Streifens zeigt folgende Verhältnisse: In den der Wundfläche zunächst liegenden 2—3 Zellreihen zu beiden Seiten der Streifens sind, wenigstens in den kürzeren Zellen, deutliche traumatrope Umlagerungen im Protoplasma und die Zellkerne in Profilstellung an den traumascopen Seitenwänden der betreffenden Zellen sichtbar. Die folgenden 2—3 Zellreihen zu beiden Seiten des Streifens zeigen gegen die betreffenden Wundflächen verschobene, in Flächenstellung neben den traumascopen Seitenwänden befindliche Kerne. Eine mittlere circa 8 Zellreihen umfassende Zone zeigt völlig normale Verhältnisse. Vergleichspräparate aus dem zu beiden Seiten dieses Streifens befindlichen Epidermisgewebes zeigen ganz deutlich, dass hier die Umlagerungen sich auf eine weit grössere Distanz als in jenem fortgepflanzt haben. — Ich finde ferner, dass in sehr schmalen, 6—8 Zellreihen umfassenden, beiderseits von medianen Einschnitten begrenzten Streifen, die Umlagerungen fast nur auf die Randzellen derselben beschränkt bleiben. Aus diesen Resultaten ist der Schluss zu ziehen, dass zwei nach entgegengesetzten Richtungen sich fortpflanzende Reizwirkungen in einer mittleren, zwischen den Ausgangspunkten befindlichen Zone sich durch antagonitische Wirkung gegenseitig zu paralysiren vermögen.

Die Wirkung querer Einschnitte. — Bei der bekannten Configuration des Zellnetzes der Epidermis bewirken dieselben die Freilegung von Quer- und Seitenwänden. An den Stellen des grössten Schalenumfanges besitzen Wundflächen dieser Art auch auf längeren Strecken einen ganz regelmässigen

Verlauf. Sie bestehen in diesem Falle aus zwei Querreihen alternirender Querwände, zwischen denen die entsprechenden, gegeneinander paarweise geneigten Theile der Seitenwände verlaufen.

Die Reaction der Zellen gelangt in Umlagerungen zum Ausdruck, die im Wesentlichen denjenigen entsprechen, die durch mediane Verletzungen hervorgerufen werden. Es verlaufen diese am übersichtlichsten in solchen in die Wundfläche auslaufenden Zellreihen, die aus kurzen, in Bezug auf Grösse nur wenig von einander differirenden Elementen zusammengesetzt wird. Nach 12—15 Stunden nach erfolgter Gewebeverletzung sind an den Querwänden der Wundfläche bereits starke Ansammlungen von Protoplasma vorhanden. Die Kerne der betreffenden Zellen sind in Profilstellung an den Querwänden sichtbar; sie stecken mit ihrer ganzen Masse oder doch dem grössten Theile derselben in den traumatropen Ansammlungen des Protoplasmas. In zahlreichen Fällen habe ich in demselben Sinne erfolgte traumatrope Umlagerungen auch noch in der dritten Zelle jeder Zellreihe constatiren können. Mit wachsender Entfernung von der Wundfläche verändert sich das Bild insoferne, als die traumatrop verschobenen Kerne sich ausserhalb der querwandständigen Plasmaansammlungen befinden. Diese Zone vermittelt den Übergang zu derjenigen, in welcher an den Kernen keine Verschiebung mehr wahrgenommen werden kann und die traumatrope Umlagerung nur auf das Protoplasma sich beschränkt. Man gelangt schliesslich in eine von der Wundfläche noch weiter entfernte Zone, wo man ganz schwache Ansammlungen von Protoplasma an den traumascopen Querwänden und die nicht alterirte Kernlage die Stelle markiren, bis zu welcher überhaupt die Reizwirkung fortgepflanzt wurde.

Die Anwendung der bereits erwähnten Methode ergab das Resultat, dass die Reizwirkungen binnen 12—15 Stunden in der Längsrichtung der Zellen bis auf eine Distanz von wenigstens 0·5 Mm. übertragen werden können. Damit harmoniren ganz gut Resultate von Experimenten, bei welchen mittelst paralleler, querer Einschnitte an den Stellen des grössten Schalenumfanges, in schmalen Epidermisstreifen eine nach zwei entgegengesetzten Richtungen verlaufende Reizwirkung eingeleitet wurde.

Aus diesen Daten dürfte sich zugleich ergeben, dass die Reizfortleitung im Symplasma der Epidermis in der Richtung der beiden Hauptaxen der Zellen mit gleicher Geschwindigkeit erfolgt.

Differiren die von der Wundfläche begrenzten Zellen in stärkerem Grade in Bezug auf ihre Länge, so findet man, falls die Untersuchung nach 6—7 Stunden vorgenommen wird, dass die Kerne in den kürzeren Zellen früher in die querwandständige Lage, als diejenigen längerer Zellen gelangen. Hieraus ist der Schluss zu ziehen, dass die Geschwindigkeit der traumatropen Bewegung der Kerne von der Länge der Zellen unabhängig ist.

Auf Querwunden reagiren alle Zellen der Epidermis im gleichen Sinne; es erstreckt sich diese Übereinstimmung des Verhaltens auch auf die Zellen der Schalenbasis, da die hier vorhandenen Raumverhältnisse eine Verschiebung der Kerne in traumatroper Richtung gestatten.

In den aus stärker verlängerten Zellen bestehenden Abschnitten der Epidermis lassen sehr häufig nur die Zellen, denen die Wundfläche angehört, die beschriebenen Umlagerungen deutlich erkennen, während schon die zunächst liegenden ein Bild darbieten, welches auf eine bereits abgeschwächte Reizwirkung schliessen lässt. In diesen Zellen sind nämlich Ansammlungen des Protoplasmas an den Querwänden vorhanden; der Kern befindet sich innerhalb, oder, was selbst nach 15 Stunden noch häufig der Fall ist, ausserhalb derselben in einer der erfolgten traumatropen Verschiebung entsprechenden Distanz. Es bedarf wohl keiner ausführlicheren Begründung, dass auch Befunde dieser Art die directe Betheiligung des Symplasmas an der Reizfortleitung ausser Frage stellen.

Das Fortrücken des Kernes nach der traumascopen Querwand erfolgt am häufigsten entlang einer der Seitenwände, seltener auf der Aussenwand, oder innerhalb eines von der Ansammlung des Protoplasmas ausgehenden Systems büschelartig nach entfernteren Punkten des Wandbeleges ausstrahlender Stränge.

Bezüglich der Lage des Kerns ist zu bemerken, dass derselbe auf die Querwand centrirt ist, falls diese parallel zur Queraxe der Zellen verläuft oder doch von dieser Richtung nur wenig ab-

weicht. Bei stärkerer Neigung der Querwand zur Queraxe befindet sich der traumatrop verschobene Kern innerhalb des spitzen, von ersterer und der entsprechenden Seitenwand gebildeten Winkels. Ist die Querwand unter einem spitzen Winkel gebrochen, so liegt der Kern in der protoplasmatischen Ausfüllung desselben. Letztere beiden Fälle, welche Zellgestaltungen des basalen Theiles der Epidermis betreffen, zeigen wohl deutlich genug, dass die traumatropen Verschiebungen dahin wirken, den Kern in eine möglichst grosse Distanz vom Orte seiner Normallage zu bringen.

Einige Versuche wurden in der Absicht unternommen, die Frage zu entscheiden, ob die Gravitation in nachweisbarer Weise einen Einfluss auf die in der Längsrichtung der Zellen stattfindenden traumatropen Umlagerungen ausübt. Hiezu wurden dem basalen Theile der Schalen Querwunden applicirt, und dann die Objecte für einige Zeit im feuchten Raum in natürlicher Stellung belassen. Die Untersuchung des über und unter dem Einschnitte befindlichen Gewebes ergab als Resultat, dass die traumatropen Umlagerungen im Protoplasma und der Kerne eine entschiedene Förderung erfahren, falls diese in einer mit dem Zuge der Schwerkraft gleichsinnigen Richtung erfolgen.

Die im Vorhergehenden beschriebenen Umlagerungen sind, wenigstens für die von der Wundfläche entfernteren Zellen, transitorische Zustände. Die Wiederherstellung der früheren Anordnung macht sich zunächst durch die Rückkehr der Kerne in das früher auf die Aussenwand centrirte Lageverhältniss bemerkbar. Die traumatropen Ansammlungen des Plasmas bleiben noch durch längere Zeit erhalten. Es vollzieht sich somit die rückläufige Umlagerung in einem der traumatropen entgegengesetzten Sinne, Besagte Vorgänge beginnen jedoch keineswegs gleichzeitig in allen Zellen, sondern immer zunächst an der inneren Grenze des durch traumatrope Umlagerungen veränderten Epidermisabschnittes. In dieser Zone macht sich die rückläufige Umlagerung schon 48 Stunden nach erfolgter Verwundung bemerkbar.

Am längsten, und wie ich vermuthe vielleicht auch dauernd, bleibt die traumatrope Lage des Kernes an der durch median ver-

laufende Einschnitte hergestellten Wundfläche erhalten. Ich finde nämlich in den betreffenden Zellen nach 2—3 Wochen den Kern immer noch in Profilstellung an der Wundfläche innerhalb der, wenigstens in kürzeren Zellen, deutlich sichtbaren Plasmaansammlung. Die Zellen der zunächst folgenden Reihen zeigten bezüglich der Kernlage und Vertheilung des Protoplasmas zumeist normale Verhältnisse, doch fand ich auch hier öfter theils einzelne, theils in kurzen Längsreihen auftretende Zellen vor, in denen der Kern seine traumatrope Lage an der Seitenwand unverändert beibehalten hat.

Von kürzerem Bestande sind die durch Querwunden hervorgerufenen Umlagerungen, da die Kerne der von der Wundfläche begrenzten Zellen schon nach ca. drei Tagen in die normale Stellung gelangen, und nur die um diese Zeit noch sichtbaren Plasmaansammlungen dem früheren Zustande dieser Zellen entsprechen. Nach Ablauf von 5—7 Tagen sind jedoch keine Anzeichen einer stattgefundenen Umlagerung mehr bemerkbar.

Es ist gewiss eine höchst auffallende Erscheinung, dass mediane Verletzungen in den von den Wundflächen begrenzten, und auch häufig noch in den benachbarten Zellen dauernde Umlagerungen bewirken. Dieser Umstand darf wohl für die Hypothese benützt werden, dass die Orientirung der Zellkerne in Bezug auf die Queraxe der Zellen zum Theil wenigstens mit Actionen zusammenhängt, deren Auslösung durch eine gegenseitige Einwirkung der Zellen auf einander zu Stande kommt. Ich denke dabei an die Möglichkeit, dass die richtenden, den Kern auf einen von beiden Seitenwänden in der Regel äquidistanten Punkte fixirenden Kräfte nicht allein vom Zellprotoplasma ausgehen, sondern über das Areal desselben hinausgreifen. Es wäre dieser Auffassung nach der orientirende Einfluss, den der Kern von seiner Umgebung erfährt, die Function eines grösseren Symplasmaabschnittes, als es das Zellprotoplasma ist. Unter diesem Gesichtspunkte könnte die dauernde Verschiebung der Kerne nach median verlaufenden Wundflächen mit der fortdauernden Action früher bereits in Thätigkeit gewesener richtender Kräfte des Symplasmas bei aufgehobener Wirkung des im abgetrennten Gewebe befindlichen Theiles desselben erklärt werden.

Die Frage, ob und in welchem Masse die Lageveränderungen der Kerne, insoferne dieselben mit der traumatropen Verschiebung nach den Querwänden oder in die Nähe derselben und ihrer rückläufigen Bewegung, mit Eigenwirkungen der Zellen oder mit symplasmatischen Actionen zusammenhängen, muss ich auf Grund der vorliegenden Daten als noch völlig undiscutirbar bezeichnen.

Der Zellkern bietet hinsichtlich seiner Lageverhältnisse im normalen Gewebe das Eigenthümliche dar, dass derselbe in seiner fixen Stellung nicht auf einer beliebigen Stelle der freien Aussenwand auftritt, sondern zugleich mehr oder minder genau auf dieselbe centrirt erscheint. Die Annahme, dass dieses Verhalten mit der möglicherweise nur sehr geringen Intensität der Protoplasmabewegung zusammenhängt, ist gar nicht geeignet, die betreffende Erscheinung unserem Verständnisse näher zu bringen; sie wäre nur für den Fall zutreffend, wenn die Ruhelage der Kerne eine nähere Beziehung zu bestimmten Zellwänden nicht erkennen lassen würde. Auch habe ich gelegentlich anderer Experimente gefunden, dass durch Einwirkung höherer, mittels eines Thermostaten bis 30° C. gesteigerter Temperaturen, trotz entschiedener Beschleunigung der Protoplasmabewegung, eine Verrückung des Zellkernes aus seiner normalen Lage im unverletzten Gewebe nicht erfolgt. Es muss dies wohl die Annahme nahelegen, dass vom Protoplasma auch unter normalen Verhältnissen auf den Kern eine bestimmte richtende Einwirkung ausgeht, die allfällig stattfindenden Verschiebungen durch die jenen umkreisenden Ströme entgegenwirkt.

Der Umstand, dass die durch den Wundreiz ausgelöste Kernbewegung sich nicht im ganzen Protoplasma vollzieht, sondern auf ganz bestimmte Abschnitte desselben beschränkt bleibt, lässt mich schliessen, dass die Bewegungen des Zellkernes bis zu einem gewissen Grade sich unabhängig von denjenigen der Mikrosomen vollziehen.

Ich finde ferner in meinen Beobachtungen keine Stütze für die Annahme, dass zwischen der traumatropen Verschiebung des Kerns und der einseitigen Förderung der Protoplasmabewegung unter dem Einflusse des Wundreizes eine directe Beziehung bestehen könnte. Dagegen spricht zunächt der Umstand, dass das

gelegentliche Vorhandensein querwandständiger Ansammlungen des Protoplasmas im unverletzten Gewebe auf die Kernlage nicht influirt. In letzterer Beziehung glaube ich auch auf die Thatsache Gewicht legen zu müssen, dass die durch Wundreize ausgelöste Kernbewegung und Bildung von Ansammlungen des Protoplasmas, sowie die behufs Herstellung der früheren Zustände erfolgenden rückläufigen Bewegungen, sich als voneinander zeitlich getrennte Vorgänge vollziehen.

Bekanntlich führte Frank [1] für die Blätter einiger Pflanzen den Nachweis, dass die durch Schnitte bewirkte Aufhebung des ursprünglichen Gewebeverbandes eine Umlagerung der unter normalen Verhältnissen in relativ fixer Lage befindlichen Chlorophyllkörner auf bis dahin von ihnen freigelassene Zellwände bewirkt. Meine im Vorangehenden dargestellten Resultate lassen mit Frank's Befunden eine nur sehr entfernte Analogie erkennen, da die von ihm beschriebenen Umlagerungen nicht rückgängig gemacht werden und ferner die Richtung, in der sie erfolgen, keine näheren Beziehungen zur Lage der Wundfläche erkennen lässt. Es berühren jedoch Frank's Beobachtungen die meinigen sehr nahe in anderer Beziehung. Aus seiner Darstellung geht nämlich hervor, dass die von ihm beschriebenen, durch die Abtrennung der Zellen bewirkten Umlagerungen nicht auf die der Wundfläche zunächst liegenden Zellen beschränkt bleiben, sondern von diesen auf entferntere übergehen. Von Frank werden die betreffenden Erscheinungen, die wohl als der anatomische Ausdruck einer durch direct zusammenhängende Protoplasmakörper bewirkten Reizübertragung angesehen werden dürfen, am ausführlichsten für *Elodea canadensis* geschildert. [2] In Bezug auf die Geschichte des Gegenstandes geht hieraus hervor, dass wir Frank die ersten Kenntnisse der durch Wundreize bewirkten, von Zelle zu Zelle fortschreitenden histologischen Veränderungen im Inhalte derselben zu verdanken haben.

---

[1] Frank, Jahrb. für wissenschaftliche Botanik. VIII. Bd., p. 220 ff.
[2] Frank, l. c. p. 237.

Den Zellen der Epidermis, sowie derjenigen des Parenchyms geht die Fähigkeit auf Verletzungen durch Zelltheilungen zu reagiren vollständig ab. Aus diesem Grunde unterbleibt constant die Bildung eines, nach der Verwundung intact gebliebene Partien dieser Gewebe abgrenzenden Korkgewebes. Dieses Verhalten ist um so auffallender, als in den Epidermis- und Parenchymzellen der Zwiebelblätter von *Narcissus poeticus*, *Hyacinthus orientalis* und *Scilla maritima*, wie ich mich überzeugt habe, durch Verwundungen constant, und zwar unter gewöhnlichen Modificationen verlaufende, die Peridermbildung bewirkende Zelltheilungen hervorgerufen werden. [1]

Der Vernarbungsprocess der Wundflächen der Epidermis und des Parenchyms beruht bei *Alium Cepa* zunächst auf einer Infiltration der freigelegten Zellwände mittelst einer stark lichtbrechenden, gelblich gefärbten hyalinen Substanz. Nach längerer Dauer der betreffenden Vorgänge wird das Ausscheidungsproduct in den im Bereiche der Wundfläche befindlichen Intercellulargängen des Parenchyms sichtbar; hier bildet dasselbe oft ziemlich ausgedehnte krustenartige Überzüge oder tropfenartige, den freien Zellwänden aufsitzende Emergenzen. Bei reichlichem Austritt kommt es stellenweise oft zu einem vollständigen Verschluss der Intercellulargänge. In chemischer Beziehung dürfte die ausgeschiedene Substanz dem Protoplasma nahestehen, da dieselbe sich mit Jodpräparaten braun färbt und mit Anilinblau eine deutliche Tinctionsfärbung annimmt.

Analoge Vernarbungsvorgänge habe ich früher bereits im Parenchym der Cotyledonen der Erbse und anderer Pflanzen beobachtet. [2]

Zum Schlusse will ich noch bemerken, dass der Nachweis der Continuität des Protoplasmas im Parenchymgewebe leichter

---

[1] Die Gewebe genannter Objecte sind während der Wundkorkbildung recht ergiebige Fundstätten für Kerntheilungsfiguren. Ich bemerke dies mit specieller Bezugnahme auf eine etwas sonderbare, denselben Gegenstand betreffende Äusserung v. Bretfeld's. Vergl. dessen Abhandlung „Über Vernarbung und Blattfall" in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XII, p. 141.

[2] Tangl, Protoplasma der Erbse. Sitzungsb. d. Wiener Akademie. LXXVIII. Bd. 1878, p. 15 d. Abdruckes.

als für die Epidermis zu führen ist. Es ist somit auch für dieses Gewebe die Möglichkeit einer directen Reizfortleitung von Zelle zu Zelle vorhanden. Die Innenwände der Epidermiszellen sind dort, wo dieselben mit Parenchymzellen zusammenhängen, deutlich getüpfelt. Ich konnte jedoch der technischen Schwierigkeiten wegen nicht constatiren, ob auch durch diese Tüpfelflächen eine directe Verbindung zwischen den Protoplasmakörpern der beiden ungleichnamigen Gewebe hergestellt ist. — Meine Beobachtungen ergeben, dass den Parenchymzellen die Fähigkeit durch direct wahrnehmbare Umlagerungen auf Wundreize zu reagiren, vollständig abgeht.

Die Ergebnisse der hier mitgetheilten Untersuchungen lassen sich wie folgt zusammenfassen:

1. Die Protoplasmakörper benachbarter Epidermiszellen hängen mittelst feiner, die siebplattenartig durchbrochenen Tüpfelschliesshäute der Seiten- und Querwände durchziehender Verbindungsfäden zusammen. Es stellen sonach die einzelnen Protoplasmakörper grössere oder kleinere Abschnitte eines im Epidermisgewebe ausgebreiteten Symplasmas dar.

2. Es besitzt das Symplasma der Epidermis die Fähigkeit, Wundreize von Zelle zu Zelle auf grössere Entfernungen von der Stelle aus, wo ihre unmittelbare Einwirkung erfolgt, fortzuleiten.

3. Die Reaction des Protoplasmas auf Wundreize äussert sich durch Umlagerungen in demselben, und wenigstens in den der Wundfläche näheren Zellen, durch eine Lageveränderung der Kerne, die im normalen Gewebe auf die Aussenwand centrirt sind. Die im Protoplasma stattfindenden Umlagerungen bewirken eine Ansammlung desselben auf den nach der Wundfläche orientirten Zellwänden. Die Kerne befinden sich in Folge ihrer Verschiebung entweder an den von den Plasmaansammlungen bedeckten Zellwänden, oder doch in der Nähe derselben.

4. Die beobachteten Erscheinungen haben für die a priori nicht auszuschliessende Annahme, dass bei der Reizfortleitung die von Zelle zu Zelle wirksamen Impulse, von den micellare Schwingungszustände des Protoplasmas übertragenden Membranen ausgehen, keine bestätigenden Argumente ergeben; es müssen vielmehr die fraglichen Vorgänge in causale Beziehung zur nach-

gewiesenen Continuität der Protoplasmakörper im Epidermisgewebe gebracht werden.

5. Die durch Wundreize hervorgerufenen Zustände der Zellen werden nur dann vollständig rückgängig gemacht, wenn die Wundfläche senkrecht zur Längsaxe der Zellen verläuft. Eine Wundkorkbildung kommt in keinem Falle zu Stande.

6. Die Vernarbung der Wundflächen wird durch Ausscheidung einer in chemischer Beziehung dem Protoplasma nahestehenden hyalinen Substanz bewirkt; durch dieselbe werden theils die freigelegten Membranflächen infiltrirt, theils in der Nähe derselben befindliche Intercellulargänge unwegsam gemacht.
